



محتوای نسبی آب و تبادلات گازی سه ژنوتیپ وحشی گلابی در شرایط تنش آبی

تیمور جوادی^{۱*} - بهمن بهرام‌نژاد^۲

تاریخ دریافت: ۸۸/۱۲/۱۹

تاریخ پذیرش: ۸۹/۸/۴

چکیده

سه ژنوتیپ گلابی (نازکه، لاسوره و کویله) کشت شده در گلدان های دو لیتری تحت چهار رژیم آبیاری به منظور بررسی محتوای نسبی آب برگ (RWC)، فتوستنتز تبادلات گازی و وزن خشک گیاه تحت تنش آبی قرار گرفتند. تیمار شاهد هر روز آبیاری شد. در تیمارهای تنشی زمانیکه پتانسیل آب خاک به -0.4 ، -0.8 و -1.2 مگاپاسکال رسید، آبیاری شدند. همه صفات در طول تنش آبی و دو روز بعد از آبیاری مجدد اندازه گیری شدند. RWC (۹۳/۹۵ درصد)، فتوستنتز برگی (۱۰/۸۶ میکرومول بر متر مربع در ثانیه)، هدایت روزنه ای (۰/۲۲ مول بر متر مربع در ثانیه) و تعرق (۱۱/۴۳ مول بر متر مربع) در تیمار شاهد در بالاترین حد بود. اما گاز کربنیک زیر روزنه ای در تیمارهای تنشی -0.8 و -1.2 مگاپاسکال افزایش یافت و به ترتیب به $265/7$ و $265/2$ مول بر مول رسید. ژنوتیپ کویله بالاترین مقدار RWC (۸۰/۶۶ درصد) را نسبت به دیگر ژنوتیپ ها در شرایط تنش آبی داشت. RWC یک رابطه نزدیک با فتوستنتز ($R^2 = 0.89$) داشت. کاهش RWC سبب کاهش سرعت فتوستنتز شد. فتوستنتز برگ در همه ژنوتیپ ها در تیمارهای تنشی کاهش یافت و در تیمار شاهد، -0.4 ، -0.8 و -1.2 مگاپاسکال مقادیر آن به ترتیب $10/86$ ، $6/72$ و $0/55$ میکرومول بر متر مربع در ثانیه بود. فتوستنتز و گاز کربنیک زیر روزنه ای به طور منفی با هم ارتباط داشتند ($R^2 = 0.95$) سرعت فتوستنتز با کاهش هدایت روزنه ای کاهش یافت و رابطه نزدیک بین آنها ($R^2 = 0.93$) بیان می دارد که محدودیت روزنه ای مهمترین عامل کاهش فتوستنتز در شرایط تنش آبی است. همچنین مقدار وزن خشک در شرایط تنش خشکی در ژنوتیپ های مختلف کاهش یافت. اما در ژنوتیپ کویله بین تیمار شاهد، -0.4 و -0.8 مگاپاسکال تفاوت معنی داری مشاهده نشد. مقدار وزن خشک در ژنوتیپ نازکه در شرایط تنش آبی در تیمار -0.4 مگاپاسکال کاهش یافت. تفاوت معنی داری ($\alpha = 0.05$) بین صفات اندازه گیری شده بعد از آبیاری مجدد بین همه تیمارها وجود نداشت. نتایج این تحقیق نشان داد که ژنوتیپ کویله بعلاوه داشتن RWC بالا در طول تنش خشکی و عدم کاهش وزن خشک در تیمارهای تنشی -0.4 و -0.8 مگاپاسکال نسبت به شاهد، از بقیه ژنوتیپ ها تحمل بیشتری نسبت به شرایط خشکی دارد.

واژه های کلیدی: گلابی، تنش آبی، فتوستنتز، تبادل گازی

مقدمه ۲۱

شرایط کسر آب می باشد، که نتیجه آن کاهش هدایت روزنه ای و در نهایت کاهش میزان فتوستنتز می باشد. محدودیت روزنه ای سبب کاهش میزان فتوستنتز و غلظت CO_2 در فضای بین سلولی برگ می شود، که به نوبه خود سبب جلوگیری از متابولیسم می شود (۱۹). هنگامیکه مقدار آب سلول از ۱۰۰ درصد به ۷۵ درصد کاهش می یابد، هدایت روزنه ای کاهش می یابد و در نتیجه فتوستنتز کاهش می یابد. به طور کلی میزان فتوستنتز بالقوه^۳ (حداکثر میزان فتوستنتز تحت شرایط اشباع CO_2 و نور و برگهای کاملا اشباع از آب) با مقدار آب سلول دو نوع رابطه کلی دارد که نوع ۱^۴ و نوع ۲^۵ نامیده می شوند.

تنش آبی یکی از عمده ترین عوامل محیطی محدود کننده تولید گیاهان در سرتاسر دنیاست (۴). تنش آبی بر صفات رشدی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و تبادلات گازی در گیاهان تاثیر می گذارد (۱۳-۸). اولین نتایج فیزیولوژیکی تنش آبی ملایم شامل کاهش توسعه سلولی، سنتز دیواره سلولی، سنتز پروتئین، بسته شدن روزنه ای و فتوستنتز است. کاهش تدریجی مقدار آب سلولی منجر به کاهش میزان فتوستنتز و در نهایت سبب توقف آن می شود (۲۰). یکی از عوامل مهم در کاهش فتوستنتز بسته شدن روزنه ها در

3- Photosynthetic potential
4- Type 1
5- Type 2

۱- استادیار گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه کردستان
* - نویسنده مسئول: javadi_t@yahoo.com (Email)
۲- استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه کردستان

شاخص بهتری است. چون روزه‌ها تعادل بین جریان خروجی و ورودی برگ را تنظیم می‌کنند و اندازه‌گیری مقدار آب نسبی برگ وضعیت روزه‌ها را بهتر مشخص می‌کند (۲۴).

اثر تنش آبی و آبیاری مجدد بر روی پتانسیل آب برگ در نهال‌های چهار ساله گلابی آسیایی رقم هوشی^۵ بررسی شده است. نتایج نشان داد که پتانسیل آب برگ قبل از طلوع آفتاب در طول دوره‌های خشک پایین رفت. اما هنگامیکه درختان آبیاری شدند، پتانسیل آب برگ به میزان قبل از تنش افزایش یافت. پتانسیل آب برگ در درختان تحت تنش خشکی به $2/5$ - مگاپاسکال رسید. همچنین پتانسیل آب برگ در گیاهان شاهد در روزهایی که میزان تعرق زیاد بود به این حد رسید. آنها نتیجه گرفتند که پتانسیل آب برگ در صبح وعصر برای نشان دادن اختلاف پتانسیل آب برگ در گیاهان شاهد و تحت تنش مناسب‌تر است (۵).

بین مقدار آب نسبی برگ و پتانسیل آب برگ رابطه وجود دارد. در درخت زیتون بین مقدار آب نسبی برگ‌های و پتانسیل آب برگ قبل از طلوع آفتاب از 0 تا $0/7$ - مگاپاسکال رابطه خطی ($r^2=0.96$) وجود داشت (۱۴).

سرعت فتوسنتز در دو گونه پسته چاتالانقوش (*Pistacia khinjuk*) و بنه (*P. mutica*) با افزایش تنش خشکی کاهش یافت (۲۱). سرعت فتوسنتز و هدایت روزه‌ای در سه گونه *Phyllirea*، *Pistacia lentiscus latifolia* و *Quercus ilex* در شرایط تنش خشکی کمتر از شرایط بدون تنش بود (۱۵). با از دست رفتن رطوبت سرعت فتوسنتز و هدایت روزه‌ای در درختان نارنگی انشو (*Citrus unshiu Marc.*) به طور معنی داری کاهش می‌یابد (۲۵).

مطالعه درختان کشت شده زیتون در گلدان در شرایط تنش آبی نشان داد که هدایت برگ‌ی عامل محدود کننده فتوسنتز بود (۲). همچنین مطالعاتی وجود دارد که نشان می‌دهد وضعیت آبی خاک در درختان زیتون نقش مهمی را در کنترل هدایت برگ‌ی بازی می‌کند (۱۶).

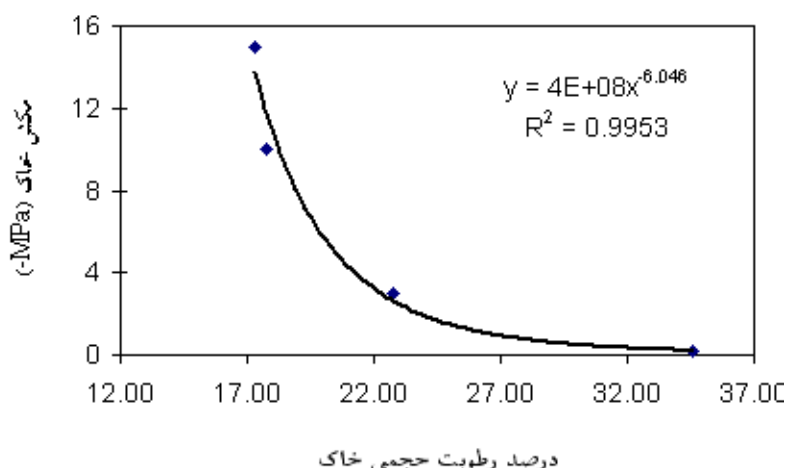
این مطالعه به منظور بررسی تغییرات محتوای نسبی آب برگ، فتوسنتز و تبادلات گازی در سه زنوتیپ بومی استان کردستان در شرایط تنش آبی انجام گردید. نتایج این تحقیق به درک بهتر رفتار گیاه در شرایط تنش آبی به ما کمک می‌کند. این مطالعه به ما کمک می‌کند زنوتیپ‌هایی که مقاومت بهتری در شرایط خشکی دارند شناسایی شوند و در آینده به عنوان پایه مورد استفاده قرار گیرند و بدین وسیله به توسعه سطح زیر کشت باغات گلابی در کشور کمک می‌کند.

نوع ۱ دو مرحله اصلی دارد. هنگامیکه مقدار آب نسبی سلول^۱ از ۱۰۰ درصد تقریباً به ۷۵ درصد می‌رسد، فتوسنتز بالقوه تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد، اما کاهش هدایت روزه‌ای منجر به کاهش فتوسنتز، پایین رفتن غلظت CO_2 در داخل برگ و در کلروپلاست می‌شود. اگر مقدار آب نسبی به پایین‌تر از ۷۵ درصد برسد، بازدارندگی متابولیکی برای فتوسنتز بالقوه و سپس توقف فتوسنتز رخ می‌دهد. پیشنهاد شده که این مرحله تنش واقعی است، که کاهش فتوسنتز بالقوه بوسیله کاهش سنتز ATP و متعاقب آن کاهش سنتز ریبولوز بی‌فسفات (RuBP) بوجود می‌آید. عکس‌العمل نوع ۲ زمانی رخ می‌دهد که فتوسنتز بالقوه تدریجاً از مقدار آب نسبی ۱۰۰ درصد تا ۷۵ درصد کاهش می‌یابد و میزان فتوسنتز با بالا بردن میزان CO_2 کمتر به مقدار اولیه (حالت بدون تنش) باز می‌گردد. در این مرحله کاهش هدایت روزه‌ای منجر به کاهش CO_2 داخل برگ و داخل کلروپلاست می‌شود و احتمالاً به نقطه جبران^۲ نمی‌رسد، در این مرحله هدایت روزه‌ای به تدریج کم اهمیت‌تر می‌شود و محدودیت‌های متابولیکی با کاهش مقدار آب نسبی پراهمیت‌تر می‌شوند.

در تنش خشکی متوسط، محتوای آب برگ‌ها کاهش می‌یابد ولی در ظرفیت فتوسنتزی گیاه تغییری مشاهده نمی‌شود. در تنش خشکی شدید سلول‌ها تا حد زیادی آب خود را از دست می‌دهند و تا زمانی این امر ادامه پیدا می‌کند که فقط آب پیوندی باقی می‌ماند و در نتیجه خسارات شدیدی به سلول‌ها وارد شده و رشد و فتوسنتز گیاه به شدت محدود می‌گردد. از نکات مهم مورد مطالعه در زمان کاهش آب در محصولات باغبانی، مطالعه عادات روزه‌ای گیاهان در پاسخ به این شرایط است. زیرا اولین پاسخ گیاهان به تنش خشکی بسته شدن روزه‌ها است (۲۲) و این شاخص به طور گسترده تحت تأثیر محتوای آب خاک^۳ قرار می‌گیرد. البته گیاهان مقاوم به خشکی وظایف روزه‌ای خود را به نحوی تنظیم می‌نمایند که حتی در شرایط تنش نیز قادر به تثبیت مقداری دی‌اکسیدکربن نیز هستند و در نتیجه راندمان فتوسنتزی خود را می‌توانند در حد بالا حفظ نمایند.

در مطالعه ای دانه‌های یک‌ساله گیلاس تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی قرار گرفتند نتایج نشان داد که تنش خشکی میزان فتوسنتز را کاهش داد و مقاومت روزه‌ای و مقاومت مزوفیلی هر دو با هم در کاهش آن تأثیر داشتند (۶). وجود مقدار کافی آب برای حفظ فتوسنتز، عملکرد و رشد ضروری است (۱۸). روش‌های مختلفی برای تعیین وضعیت آبی گیاه وجود دارد. از جمله این روش‌ها می‌توان به تعیین پتانسیل آب برگ و محتوای نسبی آب^۴ اشاره کرد. مقدار آب نسبی برگ در مقایسه با دیگر متغیرها وضعیت آب گیاه،

- 1- Relative Water Content= RWC
- 2- Compensation point
- 3- Soil Water Content (SWC)
- 4- Relative Water Content (RWC)



نمودار ۱ - منحنی رطوبتی خاک مورد استفاده. رابطه بین پتانسیل مکش خاک و درصد رطوبت حجمی موجود در خاک ($R^2=0.995$)

مواد و روش ها

مواد گیاهی و محل اجرای تحقیق

به منظور شناسایی ژنوتیپ‌های وحشی گلابی مقاوم به خشکی، شهرستان‌های بانه و مریوان که دارای ژنوتیپ‌های وحشی هستند انتخاب شدند و طی چند مرحله بازدید به عمل آمد. در نهایت ده ژنوتیپ که در نقاط خشک رشد کرده بودند، انتخاب گردیدند. این ژنوتیپ‌ها جزو گلابیهای گونه *Pyrus syriaca* تشخیص داده شده اند (۱). در پاییز سال ۱۳۸۵ میوه‌های این ژنوتیپ‌ها جمع آوری و به آزمایشگاه گروه علوم باغبانی دانشگاه کردستان منتقل گردیدند. بذور از گوشت میوه جدا گشته و برای رفع نیاز سرمایی به مدت ۷۰ روز در دمای 5 ± 2 درجه سانتیگراد در داخل پرلیت مرطوب استراتیفیه شدند. در اسفندماه سال ۱۳۸۵ بذور در داخل گلدانهای ۲ لیتری کشت گردیدند. خاک مورد استفاده مخلوطی از یک قسمت ماسه، یک قسمت کود دامی کاملاً پوسیده و یک قسمت خاک باغچه بود. مخلوط خاکی دارای ۷۷ درصد شن، ۱۵ درصد سیلت، ۸ درصد شن و وزن ظاهری آن ۱/۲۵ گرم بر سانتیمتر مکعب بود. در نهایت دانه‌ها به مدت چهار ماه در گلخانه رشد نمودند. در طول رشد، دانه‌ها هر روز آبیاری شدند.

بعضی از ژنوتیپ‌ها از رشد خیلی ضعیفی برخوردار بودند. با توجه به وضعیت ظاهری دانه‌ها، سه ژنوتیپ که دانه‌های آنها دارای رشد یکنواخت بودند، انتخاب شدند و آزمایشات تنش خشکی بر روی آنها اعمال گردیدند. ژنوتیپ‌های انتخاب شده شامل هرمی‌نازکه (Herminazke) و کویله (Kevilah) از بانه و ژنوتیپ لاسوره (Lasoreh) از مریوان بودند.

آزمایشات مربوط به تعیین برخی خصوصیات خاک و تعیین منحنی رطوبتی خاک نیز در آزمایشگاه خاکشناسی دانشکده کشاورزی

دانشگاه کردستان انجام گردید (نمودار ۱). منحنی رطوبتی خاک با استفاده از دستگاه Pressure Plate, ELE Co., England تهیه گردید.

طرح آزمایشی و اجرای آزمایش

تیمارهای تنش آبی، چهار ماه بعد از رشد دانه‌ها در تیرماه اعمال شدند. این طرح به صورت طرح اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه عامل شامل، ژنوتیپ (سه ژنوتیپ)، تیمار آبیاری (چهار تیمار) و زمان (دو زمان اندازه گیری ۱- در زمانیکه تنش به اوج خود رسید و ۲- دو روز بعد اینکه گیاهان تنش دیده آبیاری شدند) و چهار تکرار اجرا شد. تیمارهای آبیاری بعنوان عامل اصلی و ژنوتیپ‌ها عوامل فرعی و زمان عامل فرعی بودند. لذا تجزیه داده‌ها به صورت طرح اسپلیت پلات در مکان و زمان انجام گرفت.

تیمارهای تنش آبی اعمال شده به شرح زیر بودند.

- ۱- تیمار ۱ (T1): در این تیمار دانه‌ها هر روز طوری آبیاری شدند که آب زهکش از ته گلدان خارج می‌شد (تیمار شاهد).
- ۲- تیمار ۲ (T2): در این تیمار زمانیکه مقدار رطوبت خاک با توجه به منحنی رطوبتی خاک به 0.4 - مگاپاسکال رسید، گلدانها آبیاری شدند.
- ۳- تیمار ۳ (T3): در این تیمار زمانیکه مقدار رطوبت خاک با توجه به منحنی رطوبتی خاک به 0.8 - مگاپاسکال رسید، گلدانها آبیاری شدند.
- ۴- تیمار ۴ (T4): در این تیمار زمانیکه مقدار رطوبت خاک با توجه به منحنی رطوبتی خاک به 1.2 - مگاپاسکال رسید، گلدانها آبیاری شدند.

اندازه گیری میزان هدایت روزنه ای، سرعت فتوسنتز و تعرق

چهار پارامتر هدایت روزنه ای (g_s)، میزان فتوسنتز (P_n)، تعرق (E_t) و CO₂ زیر روزنه ای در دو مرحله در ساعت ۹-۱۱ صبح توسط دستگاه قابل حمل تحلیلگر اطاقک برگ (Leaf Chamber Analyser (LCA-4), ADC BioScientific Ltd., UK) اندازه گیری شدند. بار اول در زمانیکه تیمارهای تنشی به اوج خود رسیدند و دفعه دوم دو روز بعد از اینکه تیمارهای تنشی آبیاری شدند (یعنی دو روز بعد از بازیابی (Recovery) (یعنی دو روز بعد از آبیاری در پایان دوره تنش)) اندازه گیری شدند. برای اندازه گیری این پارامترها از هر تکرار ۲ برگ کامل و بالغ هر دانهال که در فاصله گره های ۴-۵ بود انتخاب و پارامترهای ذکر شده بر روی آن اندازه گیری شدند.

اندازه گیری میزان نسبی آب برگ

برای اندازه گیری میزان نسبی آب برگ (RWC)، از هر گیاه یک برگ کامل از وسط شاخه انتخاب گردید. و از هر برگ ۶ دیسک برگی به قطر ۱ سانتی متر جدا نمودیم (۹). پس از اندازه گیری وزن تر (FW) دیسکها به کمک ترازوی دیجیتالی دقیق (Satrorious, Germany) (با دقت ۰/۰۰۱ گرم)، آنها را در داخل آب مقطر قرار داده و به مدت ۴ ساعت در داخل یخچال قرار دادیم تا آماس نمایند. بعد از خارج کردن برگها از آب مقطر جهت حذف رطوبت اضافی سطح دیسکها آنها را بین دو لایه کاغذ صافی خشک نموده و سپس وزن آماس آنها اندازه گیری شد (TW). بعد نمونهها را به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی گراد در داخل آون حرارت دادیم تا خشک شوند و وزن خشک (DW) آنها اندازه گیری شد و سپس میزان نسبی آب برگ با رابطه زیر محاسبه شد (۱۷):

$$RWC = [(FW - DW) / (TW - DW)] \times 100$$

اندازه گیری وزن خشک

پس از اتمام تنش های آبیاری، وزن خشک گیاهان اندازه گیری شد. برای این منظور گیاه کامل از خاک خارج شد و پس از شستشوی ریشه ها، در آون در دمای ۸۰ درجه سانتیگراد تا تثبیت وزن خشک، خشک گردیدند (۳). سپس وزن خشک نمونه ها اندازه گیری شد

تجزیه داده ها

داده های گردآوری شده با استفاده از نرم افزار SAS تجزیه گردیدند. مقایسه میانگینها در سطح ۵ درصد با استفاده از آزمون چند دامنه ای دانکن انجام گردید. نمودارها نیز با استفاده از نرم افزار EXCEL رسم گردیدند.

نتایج و بحث**تأثیر تنش آبی بر محتوای نسبی آب برگ (RWC)**

مقدار RWC به طور بسیار معنی داری تحت تاثیر تیمار آبی و ژنوتیپ قرار گرفت (جدول ۱). همچنین مقدار RWC در دو زمان، یکی در هنگامی که تنشها به حد تاثیر خود رسیدند (یعنی مکش خاک به مقدار تعریف شده در تیمارهای آبیاری رسید) و در مرحله دوم دو روز بعد از بازیابی (آبیاری مجدد) اندازه گیری شد. نتایج نشان داد که مقدار RWC در این دو زمان نیز متفاوت بود (جدول ۱). همچنین اثر متقابل ژنوتیپ و دو زمان اندازه گیری آن و تیمار آبیاری در زمانهای مختلف آبیاری معنی دار بود (جدول ۱).

نتایج نشان داد که محتوای آب نسبی در ژنوتیپهای مختلف در دو زمان آبیاری متفاوت بود. همه ژنوتیپها بعد از ریکاوری مقدار RWC بیشتری نسبت به حالت تنش داشتند. اما در زمان ریکاوری بین تیمارهای مختلف تفاوت معنی داری مشاهده نشد. اما در زمان تنش بین ژنوتیپها تفاوت معنی دار وجود داشت و ژنوتیپ کویله در زمان تنش RWC بیشتری نسبت به دو ژنوتیپ دیگر داشت (نمودار ۲).

تأثیر تنش آبی بر فتوسنتز

تیمار آبیاری تاثیر بسیار معنی داری بر سرعت فتوسنتز ژنوتیپ های مطالعه شده داشت (جدول ۲). همچنین زمان اندازه گیری سرعت فتوسنتز (یعنی فتوسنتز در طول تنش و بعد از ریکاوری) نیز بسیار معنی دار بود.

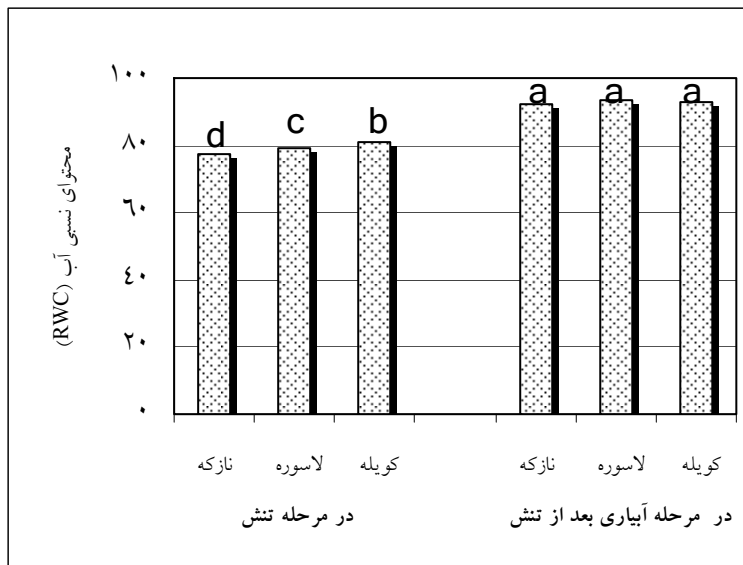
مقایسه میانگینها نشان داد که در طول تنش مقدار فتوسنتز کاهش یافت. بیشترین میزان فتوسنتز در تیمار شاهد، بعد از آن در تیمار ۴/۰ - مگاپاسکال و حداقل سرعت فتوسنتز در تیمارهای آبیاری ۸/۰ - مگاپاسکال و ۲/۱ - مگاپاسکال بود که از نظر آماری در سطح یک درصد با هم تفاوت معنی داری نداشتند. بعد از ریکاوری مقدار فتوسنتز به حالت عادی برگشت و در همه تیمار در یک سطح قرار گرفت که از نظر آماری با هم تفاوت معنی داری نداشتند (نمودار ۳).

میزان فتوسنتز ژنوتیپهای مختلف در زمانهای مختلف (در طول تنش و ریکاوری) متفاوت بود. و بیشترین میزان فتوسنتز بعد از ریکاوری و حداقل میزان فتوسنتز در طول تنش بود. اما ذکر این نکته ضروری است که بین ژنوتیپهای مختلف در طول تنش و بعد از ریکاوری تفاوت معنی داری مشاهده نشد (نمودار ۴).

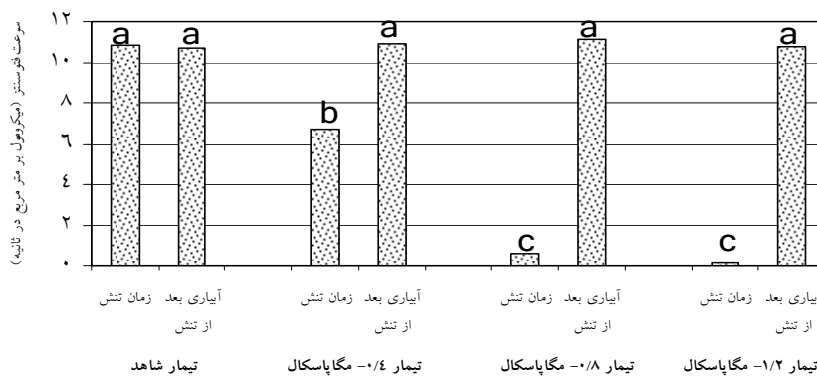
جدول ۱ - تجزیه واریانس برخی صفات در سه ژنوتیپ گلابی بومی استان کردستان تحت رژیم‌های مختلف آبیاری در دو زمان اندازه گیری (در زمان تنش و دو روز بعد از آبیاری مجدد)

میانگین مربعات برای صفات					درجه آزادی	منابع تغییر
هدایت روزنه ای (g _s)	تعرق (E)	CO ₂ زیر روزنه ای (C _i)	فتوستنتز (A)	RWC		
۰/۰۷ ^{**}	۱۹/۱۸ ^{**}	۱۵۱۸۰/۷۵ ^{**}	۱۵۲/۹۰ ^{**}	۱۲۸۰/۴۶۳ ^{**}	۳	رژیم آبیاری
۰/۰۰۰۳۵	۰/۸۶۴	۵۱/۲۹۷	۰/۸۲۱	۲/۶۸۱	۹	خطا
۰/۰۰۰۱۴ ^{ns}	۱/۲۲ ^{ns}	۵/۰۲ ^{ns}	۰/۰۲ ^{ns}	۳۳/۳۴۷ ^{**}	۲	ژنوتیپ
۰/۰۰۰۷۳ ^{ns}	۰/۲۲ ^{ns}	۶۶/۴۶ ^{ns}	۰/۳۰ ^{ns}	۳/۵۱۹ ^{ns}	۶	ژنوتیپ × رژیم آبیاری
۰/۰۰۰۳۵	۱/۲۷	۱۰۵/۹۷	۰/۴۹	۲/۶۱۸	۲۴	خطا
۰/۳۳۷ ^{**}	۶۶۷/۱۸ ^{**}	۳۷۶۵۹/۴۵ ^{**}	۹۵۵/۸۴ ^{**}	۴۶۵۹/۴۴۶ ^{**}	۱	زمان
۰/۰۵۴ ^{**}	۱۸۸/۳۲ ^{**}	۱۸۷۷۹/۶۱ ^{**}	۱۶۷/۶۵ ^{**}	۱۲۶۱/۵۰۲ ^{**}	۳	رژیم آبیاری × زمان
۰/۰۰۰۹۵	۰/۶۴۶	۱۲۲/۸۷۴	۰/۳۴۰	۴/۶۶۲	۹	خطا
۰/۰۰۰۴۹ ^{ns}	۰/۱۴ ^{ns}	۳۹/۹۷ ^{ns}	۱/۹۱ [*]	۱۷/۹۸۸ [*]	۲	ژنوتیپ × زمان
۰/۰۰۰۳۷ ^{ns}	۰/۰۹ ^{ns}	۸۷/۸۳ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۵/۴۹۳ ^{ns}	۶	رژیم آبیاری × ژنوتیپ × زمان
۰/۰۰۰۶۸	۱/۰۰۱	۹۶/۹۸۳	۰/۵۱۴	۴/۲۲۶	۲۴	خطا
۷/۹۵	۸/۳۹	۴/۱۳	۸/۲۵	۱۲/۰۲		CV(%)

** معنی دار در سطح ۱ درصد، * معنی دار در سطح ۵٪ و ns غیر معنی دار



نمودار ۲ - تغییرات RWC در زمانهای مختلف اندازه گیری در ژنوتیپ‌های مختلف (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)



نمودار ۳- تغییرات سرعت فتوسنتز در تیمارهای مختلف آبیاری در طول تنش و ریکاوری (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)

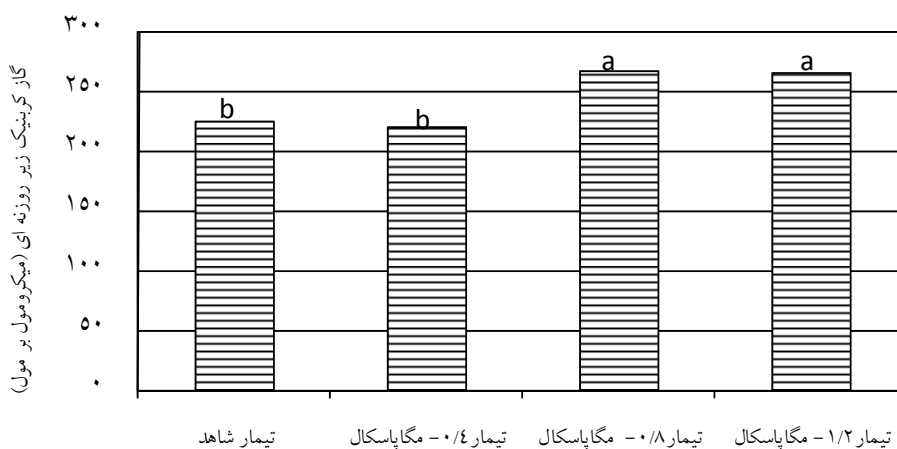


نمودار ۴- تغییرات سرعت فتوسنتز در ژنوتیپ‌های مختلف در طول تنش و بعد از آبیاری مجدد (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)

تاثیر تنش آبی بر CO₂ زیر روزه‌ای

میزان CO₂ زیر روزه تحت تاثیر رژیم آبیاری، زمان اندازه‌گیری (در طول تنش و بعد از ریکاوری) و اثر متقابل تیمار آبیاری و زمان قرار گرفت (جدول ۲). مقایسه میانگین‌های میزان CO₂ زیر روزه‌ای در شرایط آبیاری

مختلف نشان داد که میزان CO₂ زیر روزه‌ای در تیمار آبیاری ۱/۸ - و ۱/۲-مگاپاسکال از نظر آماری اختلاف معنی دار نشان نداد و این مقدار بیشتر CO₂ زیر روزه‌ای در تیمار آبیاری شاهد و ۱/۴-مگاپاسکال بود. و مقدار CO₂ زیر روزه در تیمار شاهد و ۱/۴-مگاپاسکال اختلاف معنی‌داری نداشت (نمودار ۵).



نمودار ۵- غلظت CO₂ زیر روزه‌ای تحت تیمارهای مختلف آبیاری (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)

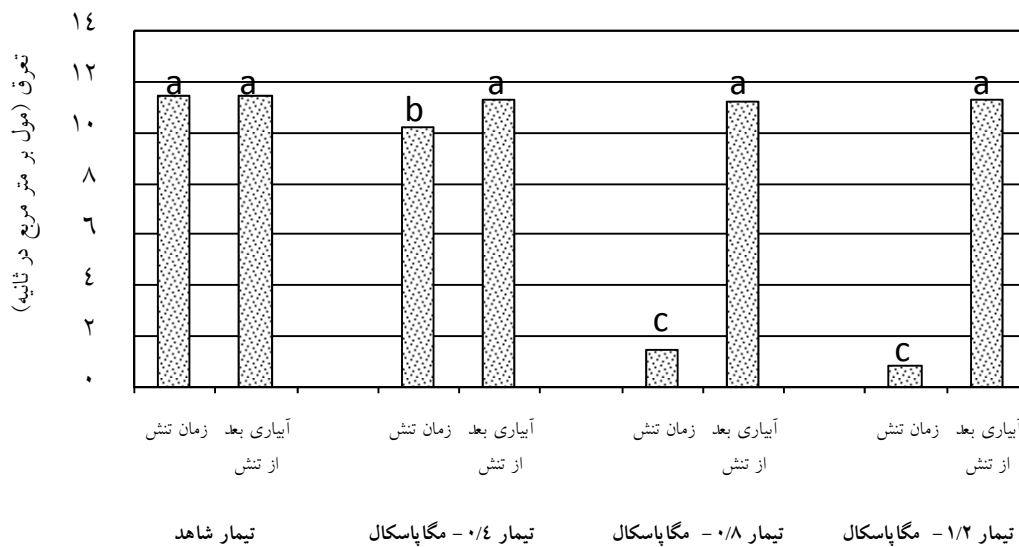
تأثیر تنش آبی بر میزان تعرق

میزان تعرق تحت تاثیر تیمار آبیاری قرار گرفت. همچنین زمان‌های مختلف (در طول تنش و بعد از ریکاوری) اندازه‌گیری بر میزان تعرق تاثیر بسیار معنی‌داری داشت (جدول ۲). نتایج مقایسه میانگین‌ها تیمارهای در زمان‌های مختلف اندازه‌گیری نشان داد که بیشترین میزان تعرق در تیمار آبیاری شاهد و در تمامی تیمارها بعد از ریکاوری می‌باشد که از نظر آماری با هم اختلاف معنی‌داری نداشتند. و کمترین میزان تعرق در تیمار ۰/۸- و ۱/۲- مگاپاسکال بود که این دو تیمار آبیاری با هم اختلاف

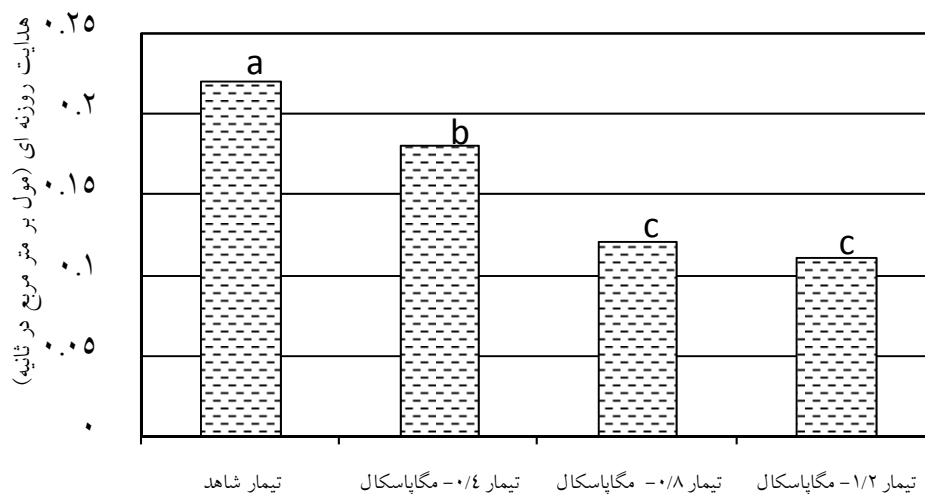
معنی‌داری نداشتند (نمودار ۶).

تأثیر تنش آبی بر میزان هدایت روزنه‌ای (g)

تیمار آبیاری، زمان اندازه‌گیری هدایت روزنه‌ای (در طول تنش و بعد از ریکاوری) و اثر متقابل آن‌ها بر هدایت روزنه ای تاثیر بسیار معنی‌داری داشت (جدول ۲). مقایسه میانگین‌ها نشان داد که هدایت روزنه‌ای در تیمار آبیاری شاهد در بیشترین حد و در تیمار آبیاری ۰/۸- و ۱/۲- مگاپاسکال در حداقل مقدار بود (نمودار ۷).



نمودار ۶- مقایسه میزان تعرق در تیمارهای مختلف آبیاری در زمان تنش و بعد از ریکاوری (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)



نمودار ۷- تغییرات مقدار هدایت روزنه‌ای در تیمارهای مختلف آبیاری (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)

$$RWC = \frac{90.53}{(1 + e^{-A-0.744})}, R^2 = 0.88 \quad (2)$$

معادله یک رابطه بین RWC و فتوستنز را زمانیکه مقدار RWC بالا باشد بهتر بیان می کند. رابطه ۲ نیز رابطه بین RWC و فتوستنز را در مقادیر پایین RWC بهتر بیان میکند.

بین هدایت روزنه ای و فتوستنز نیز رابطه خطی وجود داشت (نمودار ۹) $(C_i = 0.0192g_s + 0.0095, R^2 = 0.93)$.

رابطه بین CO_2 زیر روزنه ای و فتوستنز به صورت زیر بود (نمودار ۱۰). با افزایش فتوستنز مقدار CO_2 زیر روزنه ای کاهش یافت. انجام فتوستنز باعث مصرف CO_2 داخل برگ می شود.

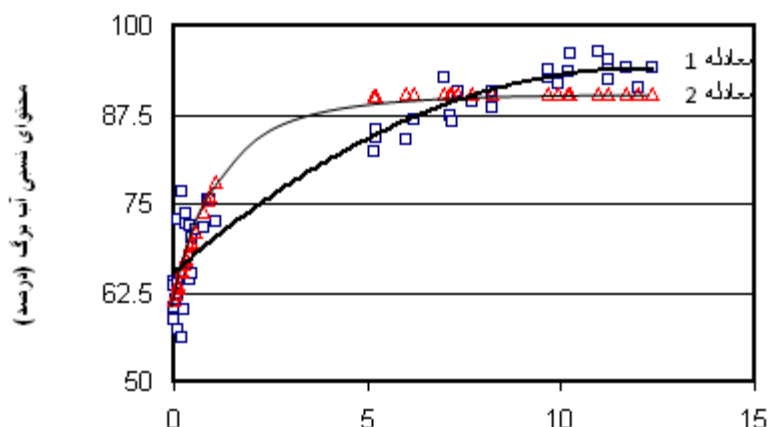
$$C_i = \frac{1}{0.009e^{(0.299A)}} + 209.59, R^2 = 0.95$$

در این آزمایش رفتار ژنوتیپ های مختلف از نظر سرعت فتوستنز، تعرق، CO_2 زیر روزنه ای و هدایت روزنه ای یکسان بود. و تغییرات این صفات بیشتر وابسته به تیمار آبیاری و زمان اندازه گیری صفات بود. یعنی تقریباً همه ژنوتیپ ها عکس العمل مشابهی در صفات مذکور در شرایط رطوبتی نشان دادند. با توجه به این مطالعه در شرایط تنش میزان فتوستنز، تعرق و هدایت روزنه ای کاهش و میزان CO_2 زیر روزنه ای افزایش می یابد.

به منظور بررسی بیشتر روابط بین پارامترهای مختلف تبادلات گاز روابط موجود در بین آنها بوسیله برازش معادلات مناسب بررسی گردید.

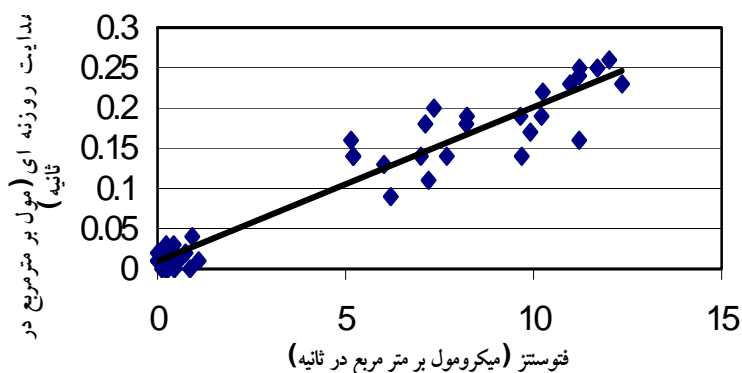
برای رابطه بین RWC و فتوستنز دو معادله به شرح زیر می توان نوشت (نمودار ۸).

$$RWC = -0.1975A^2 + 4.7456A + 65.40, R^2 = 0.89 \quad (1)$$

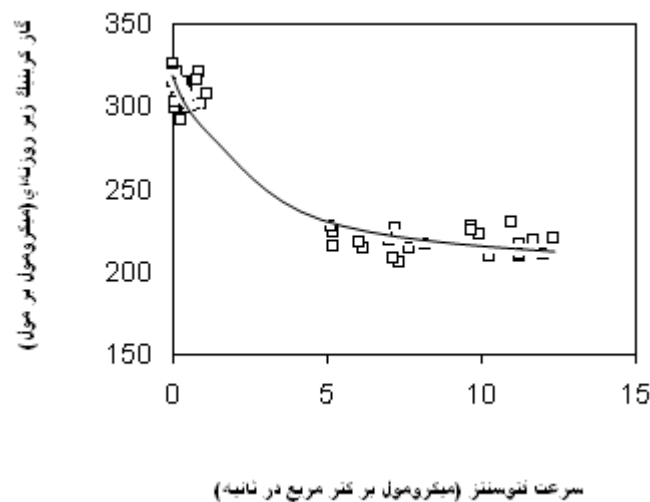


فتوستنز (میکرومول بر مول در متر مربع)

نمودار ۸- رابطه بین محتوای نسبی آب و فتوستنز



نمودار ۹- رابطه بین فتوستنز و هدایت روزنه ای



نمودار ۱۰- رابطه بین سرعت فتوسنتز و غلظت گاز کربنیک زیر روزنه ای

تاثیر تنش آبی بر وزن خشک

تنش آبی تاثیر بسیار معنی داری بر وزن خشک ژنوتیپ های مختلف داشت. همچنین مقدار وزن خشک در ژنوتیپ های مختلف نیز متفاوت بود (جدول ۲). در تیمار شاهد بیشترین وزن خشک به ترتیب متعلق به ژنوتیپ نازکه، لاسوره و کویله بود. در ژنوتیپ نازکه تنش آبی سبب کاهش بسیار معنی دار وزن خشک گیاه شد و مقدار وزن خشک در تیمار آبیاری ۰/۴ - مگاپاسکال کمتر از تیمار شاهد بود. در این ژنوتیپ مقدار وزن خشک در تیمار آبیاری ۰/۸ - و ۱/۲ - مگاپاسکال برابر و کمتر از تیمار ۰/۴ - مگاپاسکال بود. در ژنوتیپ لاسوره مقدار وزن خشک در تیمار شاهد و تیمار ۰/۴ - مگاپاسکال از نظر آماری در یک سطح قرار گرفت. همچنین مقدار وزن خشک در دو تیمار ۰/۸ - و ۱/۲ - مگاپاسکال نیز از آماری در یک سطح قرار گرفت و کمتر از تیمار شاهد و ۰/۴ - مگاپاسکال بود. مقدار وزن خشک در ژنوتیپ کویله کمتر تحت تاثیر تیمار آبیاری قرار گرفت. بطوریکه مقدار وزن خشک در تیمارهای شاهد، ۰/۴ - و ۰/۸ - مگاپاسکال از نظر آماری با هم تفاوت معنی داری نداشتند. اما در

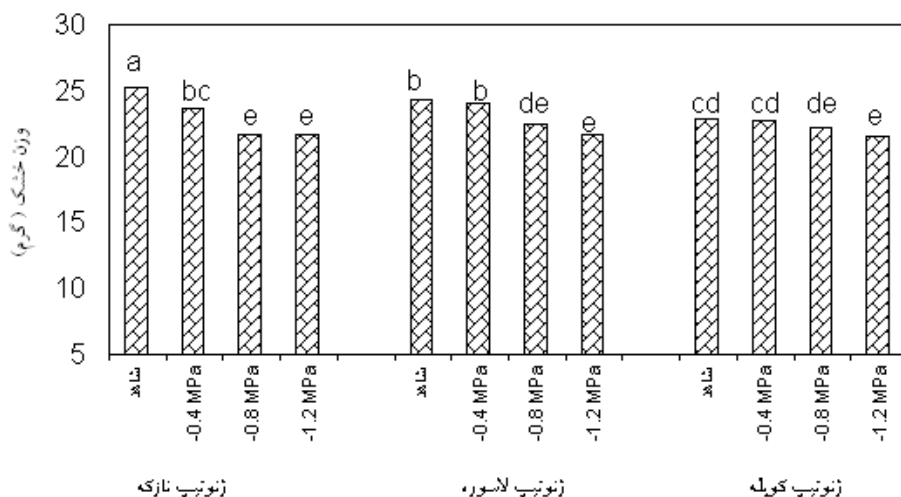
تیمار ۱/۲ - مگاپاسکال مقدار وزن خشک کمتر از تیمار شاهد و ۰/۴ - مگاپاسکال بود (نمودار ۱۱).

همانطوریکه نتایج نشان داد تنش آبی سبب کاهش محتوای نسبی آب (RWC)، فتوسنتز، هدایت روزنه ای و وزن خشک گردید. با افزایش تنش آبی مقدار فتوسنتز کاهش یافت و در تیمار ۰/۸ - و ۱/۲ - مگاپاسکال فتوسنتز تقریباً به صفر رسید (نمودار ۳). بین فتوسنتز و هدایت روزنه ای (g_s) رابطه بسیار نزدیکی وجود دارد (R²= 0.93). تنش آبی در ژنوتیپ های مطالعه شده بر فتوسنتز و هدایت روزنه ای تاثیر داشت و به صورت موازی باعث کاهش در هر دو صفت شد. کاهش سرعت فتوسنتز در شرایط تنش آبی را می توان به کاهش هدایت روزنه ای یا محدودیت های غیر روزنه ای نسبت داد (۱۱). تغییرات موازی سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه ای نشان می دهد که حفظ سرعت فتوسنتز را می توان به نگهداری هدایت روزنه ای نسبت داد. این نتایج در دیگر گونه ها نیز ثابت شده است. آزمایشات نشان دادند که میزان فتوسنتز دو رقم آوکادوو بوسیله کاهش هدایت CO₂ به داخل برگ، کاهش می یابد (۹).

جدول ۲- تجزیه واریانس وزن خشک سه ژنوتیپ گلایی در شرایط تنش آبی

منابع تغییر	درجه آزادی	مجموع مربعات	میانگین مربعات
تیمار آبیاری	۳	۴۷/۴	۱۵/۸**
خطا	۱۲	۸/۴	۰/۷
ژنوتیپ	۲	۵/۸	۲/۹**
تیمار آبیاری × ژنوتیپ	۶	۱۱	۱/۸**
خطا	۲۴	۹/۱	۰/۳۸
CV(%)= 2.69			

** - از نظر آماری در سطح ۱ درصد معنی دار است.



نمودار ۱۱- تغییرات وزن خشک در سه ژنوتیپ گلابی در تیمارهای مختلف آبی (حروف مشابه نشان بیانگر عدم اختلاف آماری می باشد)

می باشد. رشد سلولها زمانی انجام می شود که آب کافی به منظور ایجاد تعادل بین پتانسیل فشار سلول و فشار منفی اعمال شده توسط مقاومت در برابر کشش دیواره وجود داشته باشد. بنابراین رشد یکی از حساسترین فرایندهای گیاهی نسبت به کاهش آب است. گزارشاتمی وجود دارد که نشان می دهد رشد شاخساره گلابی زمانی متوقف شد که پتانسیل آب برگ به ترتیب به -0.5 و -2 مگاپاسکال قبل از طلوع آفتاب و ظهر برسد (۷). لذا ژنوتیپ کویله به دلیل داشتن مقدار آب بالاتر در زمان خشکی، مقدار وزن خشک آن کمتر تحت تاثیر قرار گرفت.

به طور کلی با استفاده از نتایج این تحقیق می توان گفت که با توجه به اینکه ژنوتیپ کویله در طول تنش محتوای آب نسبی بیشتری داشت و مقدار وزن خشک آن کمتر تحت تاثیر تنش آبی قرار گرفت، تحمل بیشتری نسبت به شرایط خشک دارد.

همچنین رابطه بسیار نزدیکی بین فتوسنتز و RWC وجود دارد ($R^2=0.89$) (نمودار ۸). با کاهش RWC مقدار فتوسنتز نیز کاهش می یابد. کاملاً مشخص است که تنش آبی سبب کاهش RWC می شود. RWC یک شاخص خوب از تعادل وضعیت آبی بین گیاه و خاک می باشد در مقادیر پایین RWC (کمتر از ۹۰ درصد) محدودیت های مزوفیلی انتقال CO_2 سبب کاهش فتوسنتز می گردد (۲۳). آبیاری مجدد بعد از اعمال تنش سبب شد که همه صفات مطالعه شده به شرایط قبل از تنش برگشت پیدا کنند (نمودار ۲ الی ۶) و این نشان می دهد که ژنوتیپ های گلابی قابلیت برگشت به شرایط قبل از تنش را در دامنه رطوبت مطالعه شده در خاک را دارند.

همانطوریکه مشاهده گردید مقدار وزن خشک در ژنوتیپ کویله کمتر تحت تاثیر تنش خشکی قرار گرفت (نمودار ۱۱). همچنین محتوای آب نسبی در ژنوتیپ کویله در شرایط تنش خشکی بالاتر از ژنوتیپ های دیگر بود (نمودار ۲). توسعه سلولی تحت تاثیر جذب آب

منابع

- ۱- خاتم ساز م. ۱۳۷۱. فلور ایران: شماره ۶ - تیره گل سرخ (*Rosaceae*). انتشارات موسسه تحقیقات جنگلها و مراتع. تهران
- 2- Angelopoulos K., Dichio B., and Xiloyannis C. 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*. 47: 1093-1100.
- 3- Atkinson C.J., Policarpo M., Webster A.D., and Kuden A.M. 1999. Drought tolerance of apple rootstocks: Production and partitioning of Dry Matter. *Plant and Soil*. 206: 223-235.
- 4- Boyer J.S. 1996. Advances in drought tolerance in plants. *Adv. Agron*. 56: 187-218.
- 5- Caspari H.W., Behboudian M.H., and Chalmers D.J. 1994. Water use, growth, and fruit yield of 'Hosui' asian pear under deficit irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 119: 383-388.
- 6- Centritto M. 2005. Photosynthetic limitations and carbon partitioning in cherry in response to water deficit and elevated $[CO_2]$. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 106: 233-242.
- 7- Chalmers D.J. 1989. A physiological examination of regulated deficit irrigation. *New Zealand Journal of Agricultural Science*. 23: 44-48.

- 8- Chandel J.S., and Chauhan J.S. 1993. Accumulation of proline, ABA and carbohydrate contents in Starking Delicious apple on clonal rootstocks and their correlation with drought resistance. *Progressive Horticulture*. 23: 5-11.
- 9- Chartzoulakis K., Patakas A., Kofidis G., Bosabalidis A., and Nastou A. 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relation and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*. 95: 39-50.
- 10- Cornic G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreased stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *TIBS*. 5:187-188.
- 11- Cornic G., and Massacci A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress, p. 347–366. In: N.R. Baker (ed.). *Advances in Photosynthesis: Photosynthesis and the Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 12- Delauney A.J., and Verma D.P.S. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J*. 4: 215-223.
- 13- Diaz-Perez J.C., Shackel K.A., and Sutter E.G. 1995. Relative water content and water potential of tissue-cultured apple shoots under water deficits. *Journal of Experimental Botany*. 46: 111-118.
- 14- Fernandez J.E., and Moreno F. 1999. Water use by the olive tree, p. 101-162. In: M.B. Kirkham (ed.). *Water Use in Crop Production*. The Haworth Press, New York.
- 15- Fillella I., Lluçia J., Pinol J., and Penuelas J. 1998. Leaf gas exchange and Fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Qercus ilex* saplings in severe drought and high temprature conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 39: 213-220.
- 16- Giorio P., Sorrentino G., and D'Andria R. 1999. Stomatal behaviour, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. *Environmental and Experimental Botany*. 42: 95-104.
- 17- Gonzalez L., and Gonzalez-Vilar M. 2003. Determination of relative water content, p. 207-212. In: J. Manuel and R. Goger (eds.). *Handbook of plant ecophysiology techniques*. Kluwer Academic Publishers, London.
- 18- Jones H.G. 1997. New concepts in plant water relations: Relative to horticultural production. *Acta Horticulturae*. 449: 371-378.
- 19- Lawlor D.W. 2002. Limitation to photosynthesis in Water-stressed leaves: Stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany*. 89: 871-885.
- 20- Lawlor D.W., and Cornic G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*. 25: 275-294.
- 21- Ranjbarfardooei A., Samson R., Van Damme P., and Lemeur R. 2000. Effects of osmotic drought stress induced by polyethylene glycol on pigment content and photosynthetic gas exchange of *Pistacia khinjuk* and *P. mutica*. *Photocynthetica*. 38: 443-447.
- 22- Rouhi V., Samson R., Lemeur R., and Van Damme P. 2007. Photosynthesis gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*. 59: 117-129.
- 23- Sándor D., István M., Judit P., Ágota C., Réka T., and Márta M. 2006. Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. *Acta Biologica Szegediensis*. 50: 11-17.
- 24- Sinclair T.R., and Ludlow M.M. 1985. Who taught plants the thermodynamics of water? The unfulfilled potential of plant water potential. *Aust. J. Plant Physiol*. 12: 213-217.
- 25- Yakushiji H., Morinaga K., and Nonami H. 1998. sugar accumulation and partitioning in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) trees tissues and fruit in response to drought stress .*J. Amer. Soc. Horti. Sci*. 123: 719-726.